Aus dem Institut für Genetik und Mikrobiologie der Universität Würzburg

Prof. Dr. Martin Heisenberg

Anatomische Untersuchung der Corpora pedunculata des Wildstammes und einer Mutante von Drosophila melanogaster

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n

verfaßt und der

Hohen Medizinischen Fakultät

der

Julius-Maximilians-Universität Würzburg

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde

vorgelegt von

Böhl Rudolf

aus Immenstadt/Allgäu

1982

Würzburg, den 5. August 1981

Aus dem Institut für Genetik und Mikrobiologie der Universität Würzburg

Prof. Dr. Martin Heisenberg

Anatomische Untersuchung der Corpora pedunculata des Wildstammes und einer Mutante von Drosophila melanogaster

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n

verfaßt und der

Hohen Medizinischen Fakultät

der

Julius-Maximilians-Universität Würzburg

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde

vorgelegt von

Böhl Rudolf

aus Immenstadt/Allgäu

Würzburg, den 5. August 1981

Referent:	Prof. Dr. M. Heisenberg
Korreferent:	Prof. Dr. J. Lang
Dekan:	Prof. Dr. K.-H. Wulf

Tag der mündlichen Prüfung: 5.2.1982

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der
Universität Würzburg

gewidmet

Meinem Vater

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543526_0051

INHALTSVERZEICHNIS

		Seite
I.	Einleitung	1
II.	Material und Methoden	2
III.	Pilzkörper bei Drosophila melanogaster Wildstamm	3 - 9
	1) Bau und Lage im Gehirn	3 - 4
	2) Der innere Aufbau	4 - 5
	3) Die Teile des Pilzkörpers	5 - 7
	4) Zwei Pilzkörper in einem	7 - 9
IV.	Diskussion von Teil III	10 - 12
V.	Pilzkörper bei der Mutante mbd^{KS65}	13 - 15
	1) Beschreibung der Defekte	13 - 15
	2) Häufigkeitsverteilung der Pilzkörperdefekte	15
VI.	Diskussion von Teil V	16 - 18
VII.	Zusammenfassung	19
VIII.	Literaturangaben	20 - 21
IX.	Bildanhang	22 - 40

I. EINLEITUNG

Die Pilzkörper (Corpora pedunculata), erstmals von Dujardin (1850) beschrieben, sind charakteristische Hirnstrukturen, die bei fast allen Insekten vorkommen. Wegen ihres vergleichsweise einfachen inneren Aufbaus (Teil III/2) und ihrer bizarren Form (Teil III/1) haben sie seit ihrer Entdeckung vielfältige Spekulationen über ihre Funktion herausgefordert.

So sind die Pilzkörper mehrfach mit Teilen des Wirbeltierhirns verglichen worden. Thompson (1913) sah Ähnlichkeiten zwischen den Globulizellen der Pilzkörper und den Pyramidenzellen der Großhirnrinde. Kenyon (1896), Schürmann (1974) u.a. haben das kompakte Bündel der sehr dünnen intrinsischen Fasern der Pilzkörper mit den Parallelfasern im Cerebellum verglichen und Hanström (1928) und Vowles (1961) nahmen funktionelle Analogien zwischen Pilzkörper und Diencephalon an.

Die Pilzkörper von Drosophila melanogaster sind bisher wenig untersucht worden (Hertweck, 1931; Power, 1943). Um die Funktion der Pilzkörper besser zu verstehen, ist Drosophila melanogaster wegen der Möglichkeit, genetische Veränderungen am Pilzkörpersystem in die Untersuchung einzubeziehen, als Versuchstier besonders geeignet.

In dieser Arbeit wird die anatomische Struktur der Pilzkörper von Drosophila melanogaster Wildstamm und der davon abgeleiteten Mutante mbd^{KS65} +) lichtmikroskopisch untersucht.

+) mbd = mushroom bodies deranged

II. MATERIAL UND METHODEN

Die histologischen Präparate des Gehirns von Drosophila melanogaster Wildstamm Berlin [+)] und der davon abgeleiteten Mutante mbd^{KS65} stammen aus der Sammlung des Instituts für Genetik und Mikrobiologie, Würzburg. In Paraffin eingebettete Präparate waren nach Carnoy oder mit AAF fixiert und nach den Vorschriften von Bodian oder Holmes-Blest (beschrieben in Strausfeld, 1976) gefärbt, wobei die Schnittdicken zwischen 3 und 10 µm lagen. Mit Kunststoff imprägnierte Präparate waren mit Toluidin-Blau angefärbt; die Schnittdicke betrug 1 µm, Unterschiede zwischen ♀♀ und ♂♂ wurden nicht untersucht.
Dr. K. Hausen (Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen) stellte großzügiger Weise ein mit Co^{++}-Imprägnierung und Silberintensifikation nach Timms (1958) angefertigtes Präparat von Musca domestica zur Verfügung.

Schnittebenen sind wie folgt definiert: Frontalschnitte liegen senkrecht und quer zur Körperlängsachse; Horizontalschnitte liegen senkrecht zur Vertikalachse des Tieres; Sagittalschnitte liegen senkrecht zur Transversalachse (Abb. 1). Die Pilzkörper-Modelle von Drosophila melanogaster Wildstamm und der Mutante mbd^{KS65} sind Schichtmodelle. Sie wurden nach Horizontalschnitten (Schnittdicke 1 und 5 µm), die mit einem Maßstab von 1150 : 1 in Serie abgezeichnet und in Pappe ausgeschnitten wurden, angefertigt [++)].
Die Modelle und wichtige histologische Präparate wurden abphotographiert (schwarz-weiß). Größenangaben beziehen sich auf Kunststoff-Präparate. Bei den Paraffinschnitten ist 20-30% Schrumpfung zu berücksichtigen.

+) Zur Untersuchung der normalen PK wurden auch Präparate der Mutante omb^{H31} herangezogen. Die Fliegen dieses Stammes sind optomotorisch blind und haben unterentwickelte Riesenfasern in der Lobulaplatte. Das Zentralhirn scheint sonst wenig verändert; am PK-System wurden in der Regel keine Defekte beobachtet.

++) Bei den Semidünnschnitten für das Modell des PK vom Wildstamm war der α-Lobus fast nicht gegen das umliegende Neuropil abzugrenzen. Für die Rekonstruktion dieses α-Lobus wurden daher andere Schnitte herangezogen.

III. DIE PILZKÖRPER BEI DROSOPHILA MELANOGASTER WILDSTAMM

1) Bau und Lage im Gehirn

Bei Drosophila melanogaster Wildstamm sind die Pilzkörper paarige Strukturen, die sich auf beiden Seiten des Zentralkomplexes von vorne nach hinten und von oben nach unten durch das ganze Protocerebrum erstrecken.
Sie heben sich vom restlichen Neuropil des Zentralhirns deutlich ab, da sie im Wesentlichen aus einer relativ homogenen Masse sehr dünner, in Silberimprägnierungen kaum mehr anfärbbaren Fasern bestehen. Die Teile des Pilzkörpers werden nach ihrer Form, Lage und Orientierung im Gesamthirn unterschieden als Calyx (Kelch), Pedunculus (Stiel), β,γ-Lobus (medianer Stiel) und α-Lobus (dorsaler Stiel) (Abb. 3).
Sieht man zunächst vom Calyx ab, läßt sich das Stielsystem (Pedunculus, β,γ-Lobus und α-Lobus) grob als ein 3-dimensionales, rechtwinkliges Koordinatensystem darstellen. Die 3 Stiele gehen nämlich von einem Punkt im antero-lateralen Protocerebrum, oberhalb des Antennenganglions aus und erstrecken sich, grob betrachtet, in die 3 Hauptachsen des Tieres, der Pedunculus nach hinten, der β-γ-Lobus nach medial und der α-Lobus nach dorsal. Die Struktur ähnelt einem Schusteramboß, ein Bild, in das auch der Calyx noch paßt, der sich caudal an den Pedunculus anschließt, sich aber dort im Wesentlichen nach dorsal erstreckt, von der Hauptmasse des protocerebralen Neuropils deutlich abgesetzt.
Genauer betrachtet ist die Ebene der beiden Pedunculi gegenüber der Horizontalebene etwa 15° nach vorne unten geneigt (Abb. 1, 7), so daß die Pedunculi mit den α-Loben einen Winkel von ca. 75° bilden (manchmal kann dieser Winkel auch etwas kleiner sein, da die α-Loben in einzelnen Tieren gelegentlich etwas nach hinten laufen). Die beiden Pedunculi liegen recht genau parallel zueinander (Abb. 2); dies trifft in der Regel auch für die α-Loben zu. In einigen Präparaten wiederum sind die letzteren jedoch etwas zur Medialebene des Tieres hin geneigt. Die beiden β-γ-Loben bilden eine Gerade, die parallel zur Transversalachse des Tieres

verläuft und nur durch das mediane Bündel unterbrochen wird (Abb. 2, 14). Zwischen den beiden Pilzkörpern liegt der Zentralkomplex (Abb. 2, 9, 17). Auf der oberen Hirnseite des cerebralen Neuropils liegt zwischen den Calyces die protocerebrale Brücke (Abb. 4, 6), weiter vorne befindet sich genau auf der Höhe der Pedunculi, zunächst der eigentliche Zentralkörper und noch weiter vorne der Ellipsoidkörper.
Schließlich ziehen die beiden β-γ-Loben gerade vor dem Ellipsoidkörper zur Mitte (Abb. 2, 14, 15, 16, 17). Welche funktionelle Bedeutung die starke räumliche Assoziation zwischen Pilzkörpersystem und Zentralkomplex hat, ist offen.

Die β-γ-Loben und die α-Loben sind in die frontale Oberfläche des Protocerebral-Neuropils eingebettet und können daher in weit vorne liegenden Frontalschnitten gemeinsam dargestellt werden (Abb. 24). Dabei erreichen die Endkölbchen der α-Loben die dorsale Oberfläche des Neuropils und wölben sich etwas aus dieser heraus (Abb. 20, 22). Die β-γ-Loben begrenzen das Protocerebrum vorne unten gegen die Antennenloben des Deutocerebrums mit einer scharfen waagrechten Trennungslinie (Abb. 19).

Die Abmessungen des Pilzkörpersystems im Drosophila-Gehirn ergeben sich aus der schematischen Darstellung in Abb. 1 und 2. Die Pedunculi sind ca. 120 µm lang und weisen untereinander einen Abstand in der Größenordnung von etwa 160 µm auf, während der Abstand zwischen den α-Loben ungefähr 125 µm beträgt. Dieser Unterschied deutet darauf hin, daß die 3 Stiele nicht genau von einem Punkt ausgehen. Darauf wird weiter unten noch einmal eingegangen.

2) Der innere Aufbau

Der innere Aufbau der Pilzkörper ist bei Drosophila kaum untersucht. Die hierzu wichtigen Ergebnisse, die an anderen Insekten, darunter auch Dipteren (Strausfeld, 1976) gewonnen wurden, seien im Folgenden kurz wiedergegeben:

Die Hauptmasse der Pilzkörper besteht aus den sog. Kenyonzellen (Globulizellen, intrinsische Fasern), deren Zellkörper in der die Calyces einhüllenden Zellkörperschicht liegen. Ihre extrem dünnen Fasern erstrecken sich als ein weitgehend paralleles Bündel im Pedunculus nach vorne und verzweigen sich dort jede einzeln in eine β-γ-Lobus-Faser und eine α-Lobus-Faser. Nur im Calyx (und in geringem Maße in den Endkölbchen der Loben) haben die Kenyonzellen weitere Kollateralen. Im Calyx sind die Kenyonzellen weitgehend postsynaptisch, entlang des Pedunculus und besonders in den Loben vorwiegend präsynaptisch, wenngleich auch Synapsen umgekehrter Polarität in diesen Regionen vorkommen.

3) Die Teile des Pilzkörpers

a) Der Calyx hat seinen Namen von den entsprechenden Strukturen in anderen Insekten. Bei Drosophila sieht er in Horizontalschnitten flach-elliptisch (Abb. 16) und in Frontalschnitten kolbenförmig aus (Abb. 4). In vertikaler Richtung mißt er 47 µm, in transversaler Richtung 25 µm. Er zeigt, wenn von oben nach unten horizontal geschnitten, zuerst eine homogene lockere Struktur (Abb. 15, 16). Weiter ventral sind schon mehrere Faserbündel zu erkennen, die senkrecht nach unten ziehen, um dann im rechten Winkel nach vorne in den Pedunculus überzugehen (Abb. 5, 10). Im oberen Teil ist der Calyx nicht gegen das übrige protocerebrale Neuropil abgegrenzt, bildet also mit diesem eine durchgängige Fasermasse. Eine Grenze wird angedeutet durch ein starkes Faserbündel, das aus dem Olfactorio-Globularis-Trakt kommend, dort in transversaler Richtung läuft und sich im dorso-lateralen, caudalen Protocerebrum verteilt (Abb. 6, 7, 15). Wie bei sehr vielen Insekten, senden auch bei Drosophila zahlreiche Fasern aus dem Olfactorio-Globularis-Trakt offenbar Kollateralen in den Calyx.

b) Der Pedunculus hat eine Länge von 120 µm, sein Querschnitt ist hinten und vorne horizontal elliptisch, nur in der Mitte etwa rund. Dort beträgt der Durchmesser ca. 17 µm. Der vertikale Durchmesser bleibt über die ganze Länge des Pedunculus ungefähr gleich (17-20µm), während der transversale Durchmesser in der Nähe des Verzweigungspunktes von β-γ - und α -Lobus auf mehr als das Doppelte (42 µm) zunimmt. Wir bezeichnen diese Stelle als das "Knie" (Abb. 2, 8, 10, 14, 17). Kurz vor dem Abbiegen der Kenyonzellfasern nach medial hat das "Knie" eine Einbuchtung, die durch ein vertikales, extrinsisches Faserbündel hervorgerufen wird (Abb. 10, 14, 17). Von diesem extrinsischen Faserbündel aus zieht meist eine sich dichotom aufspaltende dicke Faser in den Pedunculus (Abb. 10, 17). Im Pedunculus verlaufen noch mehrere einzelne große Fasern, die bei Silberimprägnierungen nach Blest geschwärzt werden (Abb. 11). Dem Pedunculus schließen sich an mehreren Stellen Bündel dünner Fasern an, die nicht aus dem Calyx kommen. Elektronenmikroskopische Präparate von Pedunculus-Querschnitten (Schürmann, unveröffentlicht) zeigen ebenfalls Profile einzelner größerer Fasern.

c) Der β-γ-Lobus ist im Vergleich zu den anderen Teilen des Pilzkörpers auffällig groß. In vertikaler Richtung beträgt sein Durchmesser 40 µm, parallel zur Längsachse gemessen 52 µm. In der Mitte zwischen "Knie" und medianem Bündel wird der Querschnitt allerdings reduziert von einer Fasermasse, die sich um den β-γ -Lobus schlingt (Abb. 15, 17, 19). An dieser Stelle ist also der β-γ-Lobus nicht die frontale Begrenzung des Protocerebral-Neuropils. Nach oben ist der β-γ-Lobus nicht immer deutlich gegen den Rest des Protocerebral-Neuropils abgegrenzt. Zur Mitte hin berührt der β-γ-Lobus seitlich das mediane Bündel und stößt caudal dazu fast mit dem β-γ-Lobus der anderen Seite zusammen (Abb. 14, 15, 16, 17). Wie schon Power (1943) berichtet, kommt es gelegentlich vor, daß hier die beiden Pilzkörper fusioniert sind, eine Form, die bei anderen Insekten regulär auftritt. Über die Beziehung zwischen β - und γ-Teil in diesem Lobus wird weiter unten zu sprechen sein.

d) Der α-Lobus entspricht in seiner Länge etwa dem β-γ-Lobus, sein Querschnitt ist aber viel geringer (an der dünnsten Stelle ca. 12 µm). Er zweigt direkt medial zum Knie vom β-γ-Lobus ab, wobei er in vielen Präparaten zunächst eine geringfügige Wendung nach medial macht, bevor er senkrecht nach oben wächst (Abb. 20). Wie schon erwähnt, behält er gelegentlich die anfängliche Richtung bei und wächst in einem Winkel von ca. 25° zur Mitte. Nach oben hin verjüngt sich der α-Lobus, weitet sich aber an der Spitze wieder in ein oder mehrere Endkölbchen aus (Abb. 20).

4) Zwei Pilzkörper in einem

Entsprechend der Gestalt der Kenyonzellen, die durch Golgi-Untersuchungen gut belegt ist, sollten die 3 Stiele des Pilzkörpers etwa den gleichen Querschnitt besitzen. Bei mehreren Insekten (Apis, Acheta, Periplaneta) scheint dies der Fall zu sein. Howse (1972) beschreibt sogar die gleiche "Zonierung" in den α-und β-Loben bei der Biene. Wie erklären sich dann die auffallend ungleichen Querschnitte der Stiele des Fliegen-Pilzkörpers?

Diese Frage läßt sich schon durch lichtmikroskopische Untersuchungen beantworten: Jeder Pilzkörper besteht aus zwei Fasersystemen [+],

a) dem mehr medialen querschnitts-konstanten Teil, der aus dem β-Lobus und entsprechend dicken Faserbündeln im Pedunculus und α-Lobus besteht und
b) dem mehr lateralen, querschnitts-variablen Teil, den vor allem der γ-Lobus, der schräge Ansatz des α-Lobus und das Knie des Pedunculus bilden (Abb. 2, 14, 17).

Beide Fasermassen stammen offenbar aus dem Calyx. Wie schon erwähnt, ziehen aus diesem ventral mehrere Faserbündel im rechten Winkel nach frontal in den Pedunculus. In Frontalschnitten, bei denen der Pedunculus quer getroffen ist, sind die Faserbündel in den hintersten Schnitten noch sehr verstreut (Abb. 12). Weiter vorne ordnen sie sich und bilden medial den runden, querschnitts-konstanten Teil, der dort etwa 75 % des gesamten Querschnitts ausmacht. Lateral dazu bilden sie als eine schmale Sichel den querschnitts-variablen Teil (ca.

[+] Die Schrumpfung bei den Paraffinschnitten erzeugt die deutliche Trennung der beiden Systeme (Abb. 14).

25 % des Querschnitts). Dieser erweitert sich nach vorne zu, bis er dann auf der Höhe des Knies etwa 70 % des Querschnitts ausmacht (Abb. 13, 20). In Horizontalschnitten lassen sich im Pedunculus schon in der Nähe des Calyx sehr klar die beiden Fasersysteme unterscheiden (Abb. 17). Der mediale Teil des Pedunculus zieht mit konstantem Durchmesser nach vorne und dann fast im rechten Winkel nach medial, um den β-Lobus zu bilden. Gegen Ende zu verbreitert sich der β-Lobus ein wenig und endet spitz zulaufend hinter dem medianen Bündel und vor dem Ellipsoidkörper (Abb. 14, 17). Genau im Knickpunkt und Übergang des Pedunculus in den β-Lobus, ziehen Fasern, die größtenteils aus diesem System stammen, als α-Lobus nach dorsal (Abb. 14, 22). Der laterale Teil des Pedunculus liegt dem querschnitts-konstanten Teil des Pedunculus keilförmig an (Abb. 1, 17), so daß er nahe des Calyx einen äußerst kleinen Durchmesser, dagegen im Knie einen Durchmesser von 25 µm hat. Die Fasern dieses querschnitts-variablen Teils wenden sich dann ebenfalls nach medial, um den γ-Lobus zu bilden (Abb. 14). Zwischen Knie und γ-Lobus ergibt sich eine Verengung auf ungefähr 13 µm. Der γ-Lobus wird dann zur Mitte hin immer voluminöser, wo er sich von oben und vorne um den β-Lobus legt (Abb. 18). Wie zum β-Lobus und Pedunculus gehört auch zum α-Lobus ein querschnitts-variabler Teil (Abb. 21, 22). Diese Fasermasse bildet die "Verjüngung" des α-Lobus; sie liegt vorne wie ein Keil dem querschnitts-konstanten Teil des α-Lobus an und endet oben direkt unter den "Endkölbchen" des α-Lobus. Der querschnitts-variable Teil des α-Lobus ist mit der Fasermasse des γ-Lobus "homogen" verbunden. In Horizontalschnitten ist der α-Lobus oft schwer zu erkennen; besonders der querschnittsvariable Teil läßt sich nicht gut gegen das umliegende Neuropil abgrenzen (Abb. 23).

In einem Musca-Präparat von Dr. K. Hausen, Max-Planck-Institut für biologische Kybernetik, Tübingen, in dem eine große Zahl von Kenyonzellfasern eines Pilzkörpers mit Hilfe der CoS-Methode dargestellt ist, läßt sich die Gliederung des Pilzkörpers in diese 2 Fasersysteme ebenfalls deutlich zeigen. Ein Kern dicht gebündelter gerader Fasern mit einem Mantel etwas lockerer, gepackter, gewundener Fasern bilden den β- und α-Lobus und die mehr aufgelockerten unregelmäßig

verlaufenden Faserstrukturen bilden den sehr voluminösen γ -Lobus. Weiter zeigt dieses Präparat klar, daß der α -Lobus auch aus Fasern des querschnitts-variablen Teils gebildet wird. Die 2 Fasersysteme werden also auch in der Zellstruktur deutlich. Die 2 Systeme stehen außerdem offenbar auch miteinander in Verbindung (Abb. 24, 25).

IV. DISKUSSION VON TEIL III

Die hier vorgelegte Beschreibung der Pilzkörper von Drosophila melanogaster Wildstamm geht in einer wesentlichen Beobachtung über die Beschreibung von Power (1943) und auch über Strausfelds (1976) Beschreibung der Pilzkörper in Musca domestica hinaus: in der Unterscheidung zwischen querschnitts-konstantem und querschnittsvariablem Fasersystem. In dreierlei Hinsicht erscheint dieser Befund von Bedeutung.

1) Offenbar läßt sich nur das eine der beiden Fasersysteme, das querschnitts-konstante, mit den Pilzkörpern von Apis, Acheta und Periplaneta homologisieren. Die von Pearson (1974) beschriebenen Pilzkörper der Motte ähneln dagegen mehr dem querschnitts-variablen System der Fliege. Ob allerdings diese unterschiedlichen Beschreibungen wirklich auf zwei Bauprinzipien zurückgehen oder mehr die unterschiedlichen Gesichtspunkte und Methoden der Autoren widerspiegeln, müssen gezielte vergleichende Untersuchungen zeigen. Für Vergleiche zwischen Verhalten und Größe der Pilzkörper in verschiedenen Kasten einer Insektenart, wie sie z.B. von Howse (1974) zusammengestellt wurden, kann man sinnvollerweise nur homologe Strukturen verwenden. Vielleicht findet man nach dem hier geschilderten Befund nun auch in anderen Insektenarten, daß die Pilzkörper aus ganz verschiedenartigen Teilsystemen bestehen. Es ist zu hoffen, daß nach einer solchen gründlichen Betrachtung des Pilzkörper-Komplexes der Vergleich zwischen Lebensraum, Verhalten und Pilzkörper der verschiedensten Insekten auf überzeugende Hypothesen zur Funktion der Pilzkörper hinführen.

2) Über die möglichen neuronalen Funktionen des Pilzkörpers ist viel spekuliert worden. Es ist nicht möglich, hier auf alle Hypothesen einzugehen. Es muß allerdings kurz auf die Unterschiede in der funktionellen Interpretation der beiden Pilzkörper-Teile eingegangen werden. Beide Teile haben gemeinsam, daß sie aus sehr dünnen Fasern bestehen, deren Zellkörper im Zell-Cortex um die Calyces herum liegen. Im Calyx lassen sich die beiden Fasersysteme bisher nicht unterscheiden. Wir gehen davon aus, daß beide Systeme die von Schürmann (1974),

Weiss (1974) u.a. vorgeschlagene Polarität der Kenyonzellen in anderen Insekten haben, d.h., daß ihre Erregung von den Calyces zu den Loben fließt. Dies müßte allerdings speziell für das querschnitts-variable System noch bestätigt werden. Beide Systeme haben darüber hinaus gemeinsam, daß diese sehr dünnen Fasern an der dicksten Stelle des Protocerebrums von ganz hinten bis ganz vorne das Gehirn durchziehen, als wären sie dafür gemacht, Impulse, die sie in den Calyces erhalten, möglichst spät an den vorderen medialen Abschnitt des Protocerebrums weiterzugeben. Dies Bauprinzip ist der krasse Gegensatz zu z.B. den visuellen Riesenfasern der Lobulaplatte, deren Funktion es offenbar ist, Bewegungs-Information möglichst schnell von den optischen Ganglien zum Halskonnektiv zu schaffen. Man kann wohl davon ausgehen, daß bei den Pilzkörpern die Schnelligkeit der cerebralen Leistung einem anderen Funktionsprinzip geopfert wurde, also z.B. einer möglichst langen Verzögerung, wie sie vielleicht in Assoziationsprozessen wichtig sein könnte oder einer hohen zeitlichen Auflösung, wie sie als Funktion für das Cerebellum der Vertebraten angenommen wird. Diese beiden Vorstellungen lassen sich mit der Struktur der beiden Pilzkörper-Teile nicht in gleichem Maß in Einklang bringen. Nur das querschnitts-konstante Fasersystem hat eine entfernte Ähnlichkeit mit dem Parallelfasersystem des Cerebellums. Zwar fehlt die zweite strukturelle Besonderheit des Cerebellums, der Kamm der Purkinje-Zellen, der für eine Funktion als universelle "Millisekunden-Uhr" essentiell wäre, aber - um bestimmte, vorgegebene Zeitperioden im Millisekunden-Bereich abzufragen oder zu erzeugen - wäre die bekannte Pilzkörper-Struktur und damit auch der querschnitts-konstante Teil des Pilzkörpers bei Drosophila u.U. geeignet. Die Verwendung einer vorprogrammierten "Millisekunden-Uhr" zur Feinunterscheidung von Gerüchen ist von Prof. Dr. Martin Heisenberg et al. (nicht veröffentlich) vorgeschlagen worden.
Der querschnitts-variable Teil des Pilzkörpers legt eine Analogie zum Cerebellum nicht nahe. Die starke Auflockerung der Faserbündel dieses Teiles im Bereich des Knies und der α - und γ -Loben deutet darauf hin, daß vor allem in diesem Bereich den Kenyonzellen extrinsische Zellen nachgeschaltet sind, die demnach nicht die ganze Länge der Kenyonzellen ausnützen. Es könnte sich hier um eine Verzögerungsfunktion handeln oder um ein ganz anderes System, das sich

nur der vorgebildeten Struktur des querschnitts-konstanten Teiles zum Auswachsen bedient. Darauf wird weiter unten noch eingegangen. Ein anderer Unterschied zwischen den beiden Fasersystemen könnte für die Funktion des Pilzkörpers von Bedeutung sein. Nur die Stiele des querschnitts-konstanten Fasersystems bilden die "kompromisslose" drei-dimensionale Struktur des "Schusteramboss". Sollten, wie schon Hanström vorschlägt, die drei Stiele die drei Koordinaten des Raumes darstellen, wäre eine solche Funktion wohl auf das querschnitts-konstante Fasersystem beschränkt. Denkt man sich dieses weg, bleibt vom Volumen her im wesentlichen der γ-Lobus, dem gegenüber das Knie und der keilförmige Ansatz am α-Lobus als unbedeutende Anhänge erscheinen. Allerdings zeigt auch der Pilzkörper der Motte ungefähr diese drei-dimensionale Struktur.

3) Wie oben erwähnt, erweckt das querschnitts-variable Fasersystem den Eindruck, als wäre es "nachträglich" an das querschnitts-konstante angebaut. Diese Hypothese läßt sich insofern untersuchen, als die Pilzkörper offenbar schon im Embryonalstadium angelegt, dann aber erst im Puppenstadium fertig-gebaut werden (Hinke, 1961).

In diesem Zusammenhang sei auf eine mögliche weitere strukturelle Unterteilung hingewiesen, die sich durch das CoS-Präparat von K. Hausen andeutet und durch die Golgi-Präparate Strausfelds bestätigt wird. Auch das querschnitts-konstante Fasersystem scheint nicht homogen zu sein. Es besteht aus einem Kern gerader Fasern und einem Mantel helikaler Fasern, die zahllose kleine Verdickungen tragen (Abb. 24). Daß die helikale Struktur der Verlängerung dieser Fasern dient, läßt sich nur vermuten.

Diese "Baukastenstruktur" der Pilzkörper legt die Vermutung nahe, daß hier im Laufe der Phylogenie verschiedene Funktionen zusammengekommen sind. Mag ursprünglich der Pilzkörper ein rein chemosensorisches Zentrum gewesen sein (Weiss, 1974; Strausfeld, 1976), vielleicht hat er sich bald unter der Notwendigkeit der Orientierung in Geruchsgradienten zu einem Assoziationsorgan entwickelt, und vielleicht dient er heute in verschiedenen Tieren ganz anderen Zwecken.

V. DIE PILZKÖRPER BEI DER MUTANTE mbd ^{KS65}

1) Beschreibung der Defekte

Der genetische Defekt in der Mutante mbd ^{KS65} wirkt sich nicht einheitlich aus. In manchen Tieren findet man keine strukturellen Veränderungen, in anderen nur leichte Defekte, nur auf einer Seite z.B., aber man kann auch, bei geeigneter Züchtung des Stammes, die volle Ausprägung des Merkmals auf beiden Seiten des Gehirns in vielen der Tiere beobachten. Hier wurden 120 Präparate untersucht. Die Defekte am Pilzkörperkomplex sollen der Reihe nach, beginnend mit den leichtesten Schädigungen, beschrieben werden.

a) Fehlen oder schwache Ausbildung der α-Loben

Der geringste sichtbare Pilzkörperdefekt, der entweder ein- oder beidseitig auftritt, ist das Fehlen (Abb. 25) oder die sehr schwache Ausbildung der α-Loben (Abb. 26), wobei die sonstigen Pilzkörperteile, wie Calyces, Pedunculi mit Knie, β- und γ-Loben scheinbar unverändert vorhanden sind. Genauer betrachtet, besteht ein schwach ausgebildeter α-Lobus nur noch aus einem sehr dünnen Stiel, in dem einzelne große Fasern verlaufen. Die sonst typischen Endkölbchen fehlen. Die Calyces sind mehr oder weniger von stark ungeordneten Fasermassen durchsetzt. Im Pedunculus sind dann meist starke Fasern zu erkennen, die sich gegen die homogen strukturierten dünnen Fasern deutlich absetzen.

b) Verwachsene Calyces und eventuell Reste der Pedunculi

Bei einer großen Anzahl von Präparaten finden die Fasern keinen Weg durch das Gehirn. Diese Fasermassen türmen sich hinten im Gehirn auf und täuschen somit einen riesigen Calyx vor (Abb. 31, 32). Dieser ist oft sehr stark zerklüftet und setzt sich aus zwei oder mehreren in Frontalschnitten rund erscheinenden Fasermassen zusammen (Abb. 32). Die Fasern, die noch den kümmerlichen Pedunculus

bilden, verlieren sich meist im vorderen Protocerebral-Neuropil. Sehr selten ist noch das Knie zu erkennen, während die γ - und β -Loben und natürlich die α -Loben nicht mehr entwickelt sind. Treten diese Defekte nur einseitig auf, ist auf der anderen Gehirnseite meist ein in seiner Größe veränderter Pedunculus mit Knie und γ -Lobus zu finden. Der β -Lobus, falls vorhanden, ist nur sehr schwer abzugrenzen. α -Loben fehlen jedoch immer.

c) Ausbildung eines "falschen Pedunculus"

Die nächsten Defekte sind solche, bei denen ein großer Teil der Fasern, die den Pedunculus bilden, einen anderen Weg durch das Gehirn nehmen, während der eigentliche Pedunculus meist sehr schwach ausgebildet ist (Abb. 27). Die Calyces erscheinen bei diesen Tieren oft sehr wulstig und in transversaler und vertikaler Richtung viel größer als beim Wildstamm. Schon etwa auf halber Höhe des Calyx sondert sich ein großes Faserbündel ab, das in den meisten Präparaten nach unten medial, entlang des Olfactorio-Globularis-Traktes (Abb. 30), unter den Zentralkomplex zieht. Es verläßt dort aber die Bahn dieses Traktes und wächst an der Vorderseite des Zentralkomplexes nach oben, um an der Stelle des β -Lobus zu enden (Abb. 28 a - g, 29 a - c). Solche Faserbündel, die vom Calyx aus an einer falschen Stelle in das Gehirn wachsen, wollen wir hier als "falschen Pedunculus" bezeichnen. Der vertikale und transversale Durchmesser des "falschen Pedunculus" ist nahezu invariabel, erreicht jedoch nicht die Querschnittsgröße des Pedunculus beim Wildstamm. Der eigentliche Pedunculus, in dem meist sehr gut sichtbar starke, gekräuselte Fasern verlaufen (Abb. 28 d, e), ist nur sehr schwach entwickelt und in Frontalschnitten kaum mehr zu sehen. Nur das Knie ist in Horizontalschnitten manchnal deutlich zu erkennen. Oft ziehen Fasern vom Knie aus nach medial vor das Ende des "falschen Pedunculus" (Abb. 27 d). Sie sind jedoch als γ -Lobus gegen das umliegende Neuropil nur sehr schwach abzugrenzen.
Die Fasern des "falschen Pedunculus" bahnen sich nicht immer den oben beschriebenen Weg durch das Gehirn. Es kommt vor, daß sie nicht bis an die Stelle der β -Loben vordringen, sondern unter dem Zentralkörper enden oder ihn sogar leicht verdrängen. In einigen

Präparaten wächst der "falsche Pedunculus"nach vorne medial in den Zentralkomplex hinein oder kommt oberhalb des Zentralkomplexes zu liegen. α -Loben sind bei diesen Defekten nie zu erkennen.

2) Häufigkeitsverteilung der Pilzkörperdefekte bei mbd^{KS65} - Präparaten

Es wurden 120 Präparate untersucht. Die Häufigkeit der verschiedenen Defekte ist nicht konstant. Für eine hohe Expressivität ist es notwendig, regelmäßig daraufhin zu selegieren. Die Tabelle beschreibt also nur den Zustand des mbd^{KS65} - Stammes während der Anfertigung der Präparate. Es ist aber zu vermuten, daß die Beziehungen zwischen den Häufigkeiten bestimmten Gesetzmäßigkeiten folgen.

Art der PK-Defekte	%	einseitig (%)
a) Keinerlei Defekte	10	
b) α -Lobus-Defekt	20	45
c) Ausbildung falscher Pedunculi +)	40	60
d) Verwachsene Calyces ev. Reste d. Pedunc.	30	38

+) 1) Wenn der falsche Pedunculus einseitig ausgebildet ist, sind auf der anderen Seite die Pilzkörperdefekte fast durchwegs wie bei d).

2) Bei ungefähr 3 - 4 % dieser Defekte kommt der falsche Pedunculus oberhalb des Zentralkomplexes zu liegen.

VI. DISKUSSION VON TEIL V

Offenbar sind, wie die Pilzkörperdefekte bei der Mutante mbd^{KS65} zeigen, die Kenyonzellen, die die Hauptmasse des Pilzkörpers ausmachen, ihrer Zahl nach weitgehend vollständig angelegt. Das heißt, daß nur das Auswachsen ihrer Fasern gestört ist. Die Ursachen dieser Störungen sind nicht bekannt. Die verschiedenen Defekte machen aber entwicklungsphysiologische Prinzipien deutlich, die beim Entstehen des Pilzkörpersystems im Wildstamm eine Rolle spielen können.

1) Die in Zeile c der Tabelle zusammengefaßten Präparate zeigen, daß in diesen Fällen meist das Kenyonzell-Faserbündel, das seinen normalen Weg nicht findet, entlang der "nächstbesten" zur Verfügung stehenden Struktur, dem Olfactorio-Globularis-Trakt, auswächst ("contact guidance"). Das Bündel bleibt über die ganze Länge, die es wächst, als solches erhalten. Die Einzelfasern orientieren sich offenbar aneinander. Das Bündel erreicht schließlich, wie im Wildstamm auch, die Vorderseite des Gehirns und zwar recht genau an der Stelle, an der der β-Lobus im gesunden Tier liegt. Es wechselt dabei die Richtung und das Substrat, an dem es entlang wächst. Dieser Tatbestand suggeriert, daß das Bündel einem "Neuralduft"-Gradienten folgt. Dieser hypothetische Neuralduft könnte etwa dem "nerve growth factor" entsprechen, müßte aber die hier beobachtete, sehr spezifische morphogenetische Wirkung durch örtlich und zeitlich differenzierte Ausschüttung hervorrufen. Eine andere Vorstellung beinhaltet, daß die auswachsenden Fasern um ihr Leitbündel herum ein genügend großes Gebiet "absuchen", bis sie auf die richtigen, ihnen nachgeschalteten extrinsischen Fasern stoßen.

2) Vergleicht man die defekten Pilzkörper mit den Pilzkörpern des Wildstammes, drängt sich die Frage auf, ob sich der "falsche Pedunculus" mit dem querschnitts-konstantem Teil der Pilzkörper gleichsetzen läßt. Folgende Argumente sprechen dafür:

a) Der "falsche Pedunculus" hat einen nahezu invariablen Querschnitt.
b) In Präparaten mit "falschem Pedunculus" ist das "Knie" im vorderen Pedunculus-Kanal zu erkennen, gelegentlich auch der γ-Lobus, während der α - und β-Lobus vom alten Pedunculus aus nicht gebildet werden.

c) Der "falsche Pedunculus" wächst zu der Stelle, an der normalerweise der β-Lobus zu finden ist.

Sieht man diese Befunde als hinreichende Argumente an, erheben sich zwei weitere Probleme.
Das erstere ergibt sich daraus, daß in vielen stark geschädigten Gehirnen das querschnitts-variable System nicht vollständig vorhanden ist. Weder kann man den Ansatz am nicht vorhandenen α-Lobus entdecken, noch ist der γ-Lobus klar zu sehen. Entweder ist dieses System z.T. auf das querschnitts-konstante angewiesen (keinesfalls umgekehrt), oder man muß annehmen, daß der Defekt nur eine "graduelle Bevorzugung" für das querschnitts-konstante System hat.
Die zweite Frage lautet: Warum spaltet sich der "falsche Pedunculus" nicht in α - und β-Lobus?
Hierzu lassen sich viele Hypothesen aufstellen. Dieses Problem ist sicherlich kein kritisches Gegenargument zu der Annahme, daß der "falsche Pedunculus" vom querschnitts-konstanten Teil gebildet wird. Zu dieser Frage muß man sich die in Zeile b der Tabelle aufgeführten Defekte vor Augen halten. In diesen Präparaten fehlt nur der α-Lobus, obwohl der β-Lobus in seiner normalen Dicke vorhanden ist. Es fällt auf, daß auch bei diesem relativ dicke Faserbündel im Calyx zu finden sind, genau wie in den Präparaten mit "falschem Pedunculus". Nur in Präparaten, in denen auch der α-Lobus normal ausgebildet ist, fehlen diese Windungen. Im Rahmen der bisher gegebenen Beschreibung ist es schwer sich vorzustellen, wie das Fehlen des α-Lobus zu einer Anhäufung von Fasern im Calyx passen könnte. Vielleicht ist diese Anhäufung immer als nicht ausgewachsener Pedunculus (und α-Lobus) zu verstehen. Dann wäre der "falsche Pedunculus" wie auch der querschnittskonstante Strang im α-Lobusdefekten Pilzkörper eigentlich ein verlängerter β-Lobus. Diese Diskussion zeigt die Vorläufigkeit der hier vorgelegten Untersuchungen.

3) Die wichtigste Frage, die hier nur angedeutet werden kann, bezieht sich auf die Möglichkeit, Verhaltensdefekte zu finden, die diesen anatomischen Defekten entsprechen. Aus der hier vorgelegten Arbeit lassen sich drei Folgerungen ziehen:

a) Es kommen Tiere im Stamm mbd^{KS65} vor, bei denen der querschnittskonstante Teil der Pilzkörper und wahrscheinlich auch zum größten Teil der querschnitts-variable Teil seine normalen Funktionen nicht ausüben können, da zu den den Pilzkörpern nachgeschalteten Elementen die Verbindungen fehlen.

b) Weniger eindeutig ist diese Aussage für die in den Zeilen a - c der Tabelle beschriebenen Tiere. Sollten Tiere mit "falschem Pedunculus" sich von den in Zeile d beschriebenen Tieren im Verhalten unterscheiden, wäre dies unter Umständen auf die Verbindungen zu den extrinsischen Fasern im β-Lobus zurückzuführen. Die möglichen Funktionsweisen des querschnitts-konstanten Pilzkörperteils ließen sich so vielleicht stark einengen. Wenn Tiere, denen nur der α-Lobus fehlt, Verhaltensleistungen noch zeigen, die den in Zeile b und c beschriebenen Tieren fehlen, lassen sich diese Leistungen vielleicht auf die richtige Lage des querschnitts-konstanten Teiles (ohne α-Lobus) im Gehirn zurückführen. Hier wird allerdings die Interpretation der "Windungen" in den Calyces von großer Bedeutung sein.

c) Die mbd$^{KS\ 65}$- Fliegen, die keine sichtbaren anatomischen Defekte an den Pilzkörpern haben, sind eine wichtige Kontrollgruppe. Nur wenn diese die Verhaltensdefekte nicht zeigen, kann die Mutante im gegenwärtigen Untersuchungsstadium zu detaillierten Aussagen über die Funktion der Pilzkörper herangezogen werden.

VII. ZUSAMMENFASSUNG

1) Die Pilzkörper von Drosophila melanogaster bestehen aus je zwei Fasersystemen:
   a) dem mehr medialen querschnitts-konstanten Teil, der aus β-Lobus und entsprechend dicken Faserbündeln im Pedunculus und α-Lobus besteht.
   b) dem mehr lateralen querschnitts-variablen Teil, den der -Lobus und ein dünnes Faserbündel im Pedunculus bilden; letzteres weitet sich im vorderen Teil zu einem "Knie" aus.

2) Der genetische Defekt in der Mutante mbd^{KS65} wirkt sich nicht einheitlich auf die Pilzkörper aus. Grob betrachtet kann man die Defekte, die entweder ein- oder beidseitig auftreten, in drei Gruppen einteilen:
   a) Verwachsene Calyces
      Die Fasern finden keinen Weg durch das Gehirn und türmen sich somit hinten außerhalb des Cerebral-Neuropils auf.
   b) Fehlen oder schwache Ausbildung der α-Loben
      Die sonstigen Pilzkörper-Teile sind scheinbar unverändert vorhanden. In vielen Fällen zeigen sich auch hier Verwachsungen im Calyx.
   c) Ausbildung eines "falschen Pedunculus"
      Ein großer Teil der intrinsischen Fasern sucht sich einen anderen Weg durch das Gehirn, während der eigentliche Pedunculus meist sehr schwach ausgebildet ist. Auch hier finden sich Verwachsungen im Calyx.

VIII. LITERATURANGABEN

Dujardin, F.:
Memorie sur le systeme nerveux des insectes
Ann. de Sci. Nat. Zool. ser. 3 vol. 14 pp. 195-206 (1850)

Groth, U.:
Vergleichende Untersuchungen über die Topographie und Histologie des Gehirns der Dipteren
Zool. Jb. Anat. Bd. 88, S. 203-319 (1971)

Hanström, B.:
Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere
Berlin, Springer (1928)

Hertweck, H.:
Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von Drosophila melanogaster
Zeitschrift für wissenschaft. Zoologie 139, S. 559-663 (1931)

Hinke, W.:
Das relative postembryonale Wachstum der Hirnteile von Culex pipens, Drosophila melanogaster und Drosophila melanogaster Mutanten (bar, eyeless)
Z. Morph. Ökol. Tiere 50, S. 81-118 (1961)

Howse, P., E.:
Design and function in an insect brain
Experimental analysis of insect behavior
L. B. Browne, ed. Springer Berlin, Heidelberg, New York (1974)

Kenyon, C., F.:
The brain of the bee. A preliminary contribution to the morphology of the nervous system of arthropoda
J. comp. Neurol. 6, 133-210 (1896)

Pearson, L.:
The corpora pedunculata of spinx Ligustri L. and other lepidoptera: an anatomical study
B. Biological Sciences, 259, 477-516 (1971)

Power, M., E.:
The brain of Drosophila melanogaster
Journal of Morphology, Vol. 72 No 3 May (1943)

Schürmann, F.-W.:
Bemerkungen zur Funktion der Corpora pedunculata im Gehirn der Insekten aus morphologischer Sicht
Exp. Brain Res. 19, S. 406-432 (1974)

Strausfeld, N., J.:
Atlas of an Insect Brain
Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York (1976)

Thompson, C., B.:
A comperative study of the brain of three genera of ants with special reference to the mushroom bodies
J. comp. Neurol. 23, 515-574 (1913)

Timm, F.:
Zur Histochemie der Schwermetalle
Das Sulfid-Silberverfahren
Dtsch. Z. gerichtl. Med. 46, 706-711 (1958)

Volwes, D., M.:
The physiology of the insect nervous system
In: D. C. Pfeiffer, J. R. Smyth. (eds) International review of neurobiology Vol. 3, p. 349-373 New York: Academ. Press (1961)

Weiss, M., J.:
Neuronal Connections and the function of the Corpora pedunculata in the Brain of the American Cockroach, Periplaneta americana (L.)
J. Morph. 142, S. 21-70 (1974)

IX. BILDANHANG

Abb. 1

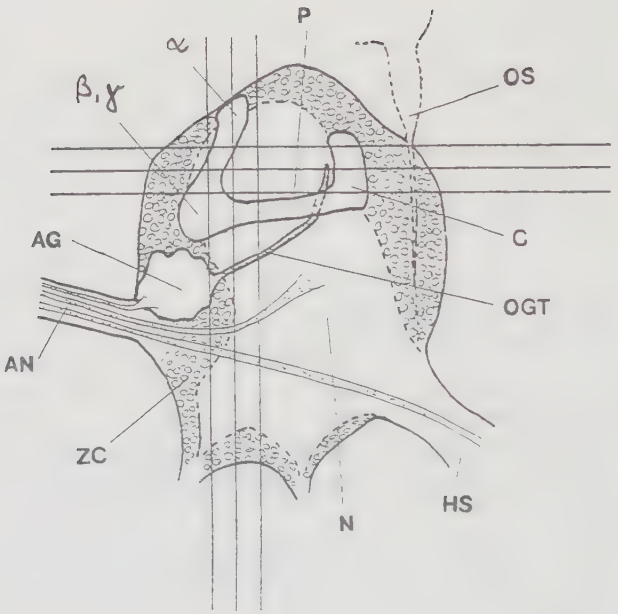


Abb. 1 zeigt einen Sagittalschnitt von Drosophila melanogaster Wildstamm (Vergr. x 300), schematisiert.
Die waagrechten (und senkrechten) Linien zeigen horizontale (und frontale) Schnittebenen. Die Lage des Pilzkörpers (mit α -, β -, γ -Lobus, Pedunculus u. Calyx) im Gehirn und - in die gleiche Ebene projeziert - sind unterhalb des β - γ - Komplexes das Antennenganglion (AG) mit Antennennerv (AN) und dem Olfactorio-Globularis-Trakt (OGT) sowie Zellcortex und Neuropil zu sehen. Der Ozellarstiel (OS) und der Hirnstamm (HS) sind angedeutet.

Abb. 2

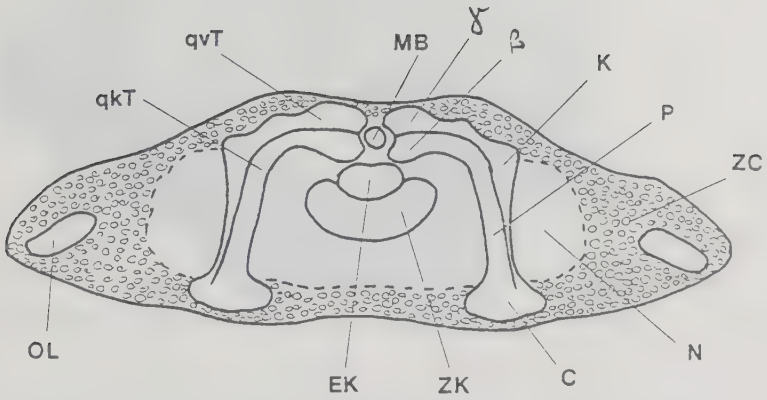


Abb. 2 (WT, Horizontalschnitt, Vergr. x 350, schematisiert) zeigt den Pilzkörper mit Calyces (C), Pedunculi (P), Knie (K) und β-γ-Loben (β,γ), das Mediane Bündel (MB), den Zentralkomplex mit Ellipsoidkörper (EK) und Zentralkörper (ZK), das übrige Neuropil des Zentralhirns (N), den Zellcortex (ZC) und die optischen Loben.
Man beachte die hier schematisch dargestellte Teilung des Pilzkörpers in den querschnitts-konstanten Teil (qkT) und den querschnitts-variablen Teil (qvT).

(3)

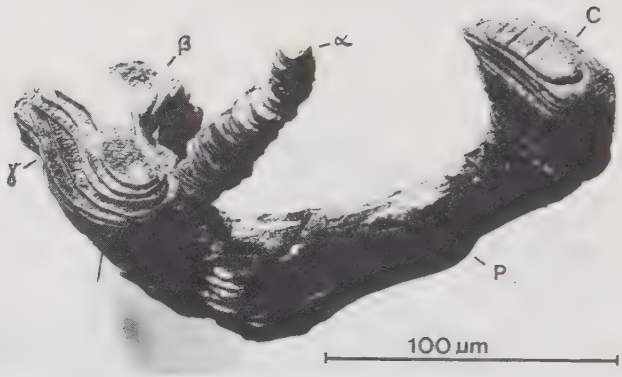


Abb. 3 zeigt ein Schichtmodell des Pilzkörpers von Drosophila melanogaster Wildstamm. Zu beachten sind die Größenunterschiede zwischen β-γ-Komplex (β,γ), α-Lobus (α), Pedunculus (P) und Calyx (C).

(4)

Abb. 4 (WT, Frontalschnitt, Schichtdicke 7 µm, x 550) zeigt die beiden kolbenförmigen Calyces (C), dazwischen die Protocerebralbrücke (PCB) und in der Mitte die ozellaren Riesenfasern (RF). Darunter die Protocerebralplatte mit dem Ösophagus (Ö) in der Mitte.

(5)

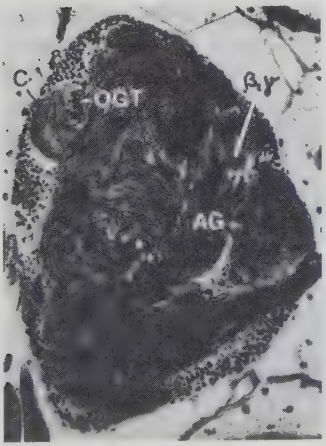


Abb. 5 (WT, Sagittalschnitt, 7 µm, Vergr. x 250) zeigt den Calyx (C) den vor ihm quergetroffenen Olfactorio-Globularis-Trakt (OGT). Oberhalb des Antennenganglions (AG) der β - γ-Komplex (β,γ).

(6)

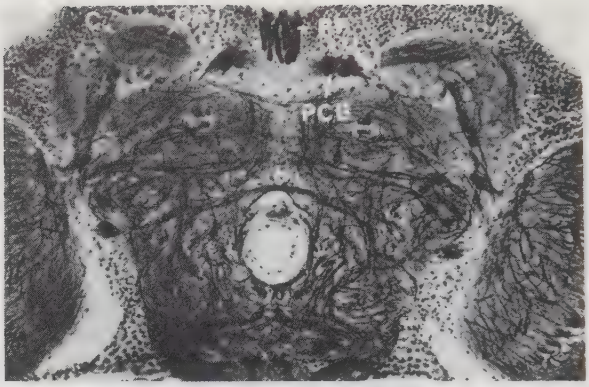


Abb. 6 (WT, Frontalschnitt, 7µm, x 350)
zeigt die beiden Calyces (C), vor denen man Faserteile des Olfactorio-Globularis-Traktes (OGT) findet. Zwischen den Calyces die Protocerebralbrücke (PCB) und in der Mitte die ozellaren Riesenfasern (RF).

(7)

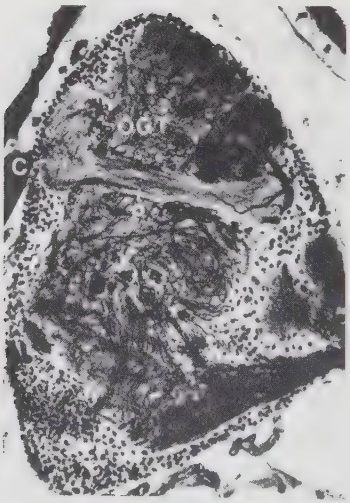


Abb. 7 (WT, Sagittalschnitt, 7 µm, x 300) zeigt Calyx (C) und Pedunculus (P). Vor dem Calyx sind die Fasern des Olfactorio-Globularis-Traktes (OGT) quergetroffen. Gut zu erkennen ist die Neigung des Pedunculus gegenüber der Horizontalebene.

(8)

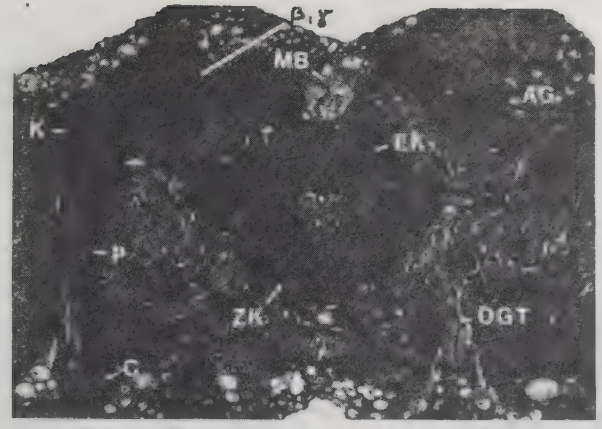
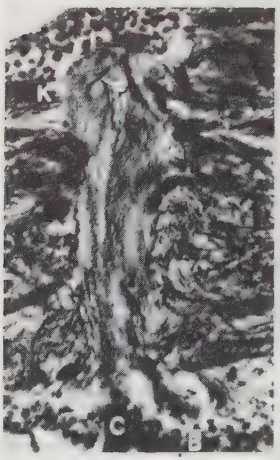


Abb. 8 (WT, Horizontalschnitt, 1 µm, x 450)
zeigt Calyx (C), Pedunculus (P), Knie (K) und β-γ-Lobus (β,γ). In der Mitte das Mediane Bündel (MB), dahinter der Zentralkomplex mit Ellipsoidkörper (EK) und Zentralkörper (ZK). Da das Gehirn rechts tiefer geschnitten ist als links, kann man in der rechten Gehirnhälfte schon das Antennenganglion (AG) und den Olfactorio-Globularis-Trakt (OGT) erkennen.

(9)

Abb. 9 (WT, Frontalschnitt, 7 µm, x 260)
zeigt die beiden Pedunculi (P), zwischen denen der Zentralkörper (ZK) liegt. Darunter die Noduli (No) und der Ösophagus (Ö).

(10)

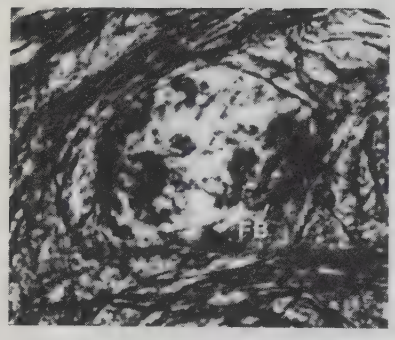


(11)

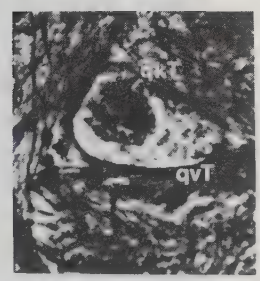
Abb. 10 (WT, Horizontalschnitt, 5 µm, x 1100)
zeigt den Pedunculus (P) und den unteren Teil des Calyx (C). In ihm sind Bündel intrinsischer Fasern (B) zu erkennen, die in den Pedunculus übergehen. Weiterhin sind das Knie (K) und die sich dichotom aufspaltende extr. Faser (F) zu sehen.

Abb. 11 zeigt die nächste Schnittebene nach unten. Der Pedunculus (P) ist nur noch schwach zu erkennen. Auffällig sind die gekräuselten Fasern (F).

(12)



(13)



In Abb. 12 (omb^{H31}, Frontalschnitt, 7 µm, x 1800) ist der Pedunculus nahe dem Calyx quergetroffen. Verstreut angeordnete Faserbündel (FB) sind zu erkennen.

In Abb. 13 (x 700) ist der Pedunculus des gleichen Präparates sehr weit vorne in der Nähe des Knies geschnitten. Er läßt deutlich den querschnitts-konstanten (qkT) und querschnitts-variablen Teil (qvT) erkennen.

(14)

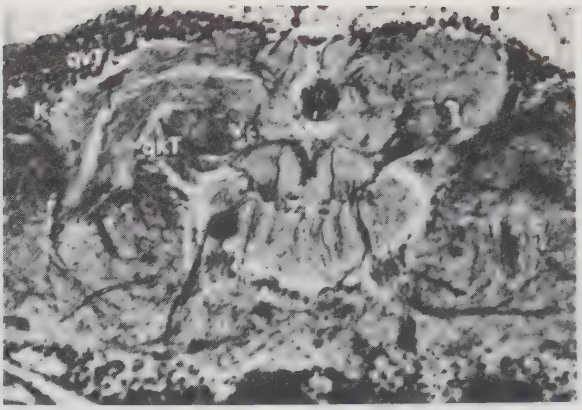


Abb. 14 (WT, Horizontalschnitt, 7 µm, x 500) zeigt links den querschnitts-variablen Teil (qvT) mit Knie (K) und γ-Lobus (γ) durch Schrumpfung getrennt vom querschnitts-konstanten Teil (qkT) mit β-Lobus (β). Rechts liegt der Schnitt etwas höher und zeigt nur den γ-Lobus. In der Mitte zwischen den Loben das Mediane Bündel (MB) und darunter der Zentralkörper (ZK).

(15)

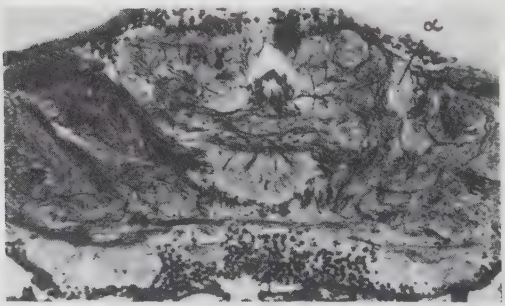


Abb. 15 (WT, Horizontalschnitt, 7 µm, x 450) zeigt die beiden Calyces (C) und die β -γ-Loben (β, γ). Auf der rechten Seite ist der Ansatz des α -Lobus (α) quergetroffen.

(16)

Abb. 16 zeigt die nächste Schnittebene nach unten. Auf der linken Seite sind β - und γ -Lobus deutlich getrennt zu sehen. Zwischen den Calyces (C) liegt die protocerebrale Brücke (PCB).

(17)

Abb. 17 ist die nächste Schnittebene, die links den spitzen Ansatz und das Knie (K) des querschnitts-variablen Teils (qvT), sowie den querschnitts-konstanten Teil (qkT) zeigt. Jetzt sind rechts β - und γ -Lobus in der Bildebene. Vorne links ist ein Teil der Fasermasse (FM) zu sehen, die den Querschnitt des β - γ -Lobus reduziert.

(18)

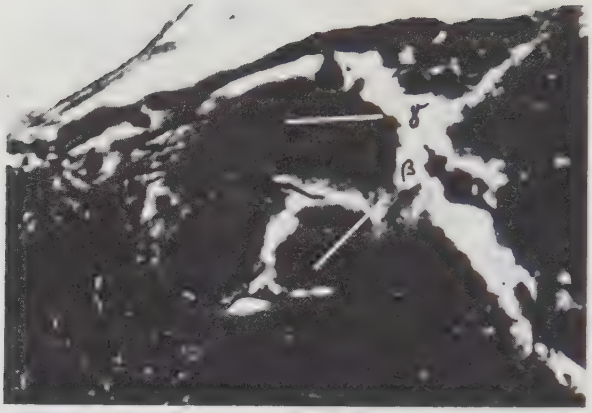


Abb. 18 (WT, Sagittalschnitt, 7 µm, x 1300) ist der β,γ - Lobus quergetroffen, wobei sich der voluminöse γ - Lobus (γ) vorne und oben um den β -Lobus (β) legt.

(19)

Abb. 19 (WT, Frontalschnitt, 7 µm, x 500) zeigt die Reduzierung des β , γ -Lobus. Dazwischen das Mediane Bündel (MB) und in der Mitte unten der Ösophagus (Ö).

(20)

In Abb. 20 (omb^{H31}, Frontalschnitt, 7 µm x 1500) ist das Knie (K) quergetroffen und ein Teil des α -Lobus mit Endkölbchen angeschnitten. Man beachte am Knie den großen Anteil des querschnitts-variablen Teils (qvT).

(21)

Abb. 21 (WT, Sagittalschnitt, 1 µm x 1000) zeigt den α -Lobus, der sich nach oben hin deutlich verjüngt und in dem der querschnitts-variable (qvT) und querschnittskonstante Teil (qkT), getrennt durch eine Glialamelle (G), zu erkennen sind. Unten im Bild sind der γ - und β -Lobus (γ ,β) quergetroffen.

(22)

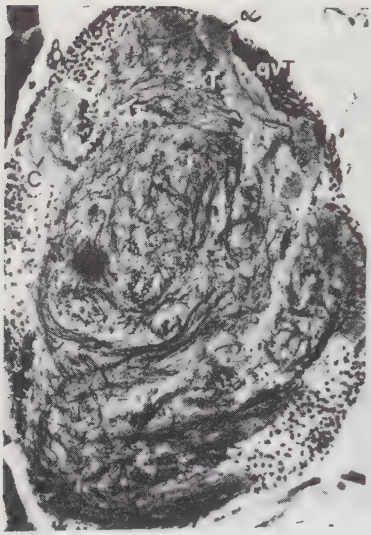
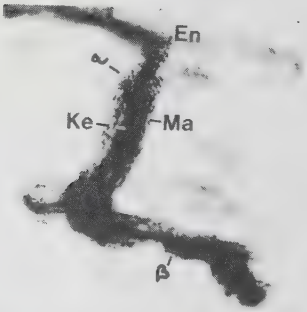


Abb. 22 (WT, Sagittalschnitt, 7 µm, x 400) zeigt den α -Lobus (α), und den Calyx (C) mit dem Olfactorio-Globularis-Trakt (OGT). Am querschnitts-konstanten Teil (qkT) des α -Lobus ist der keilförmige Ansatz des querschnitts-variablen Teils (qvT) zu erkennen.

(23)



(24)

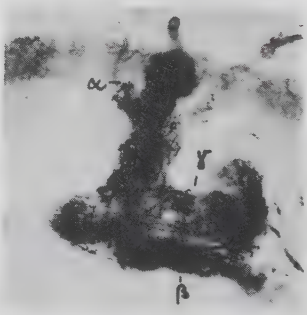


Abb. 23 und 24 (Frontalschnitt, Musca domestica) zeigen mit CoS/Silber gefärbte Kenyonzellfasern mit α - und β,γ - Lobus. Abb. 23: Kern (Ke) und Mantel (Ma) des querschnitts-konstanten Teils mit Endkölbchen (En), in denen die Kenyonzellen sich T-förmig aufspalten. Abb. 24: Nach vorne lagert sich das querschnittsvariable System an. Die gefärbten Fasern bilden im γ -Lobus und keilförmigen Ansatz des α -Lobus ein lockeres, ungeordnetes Netz.

(25)

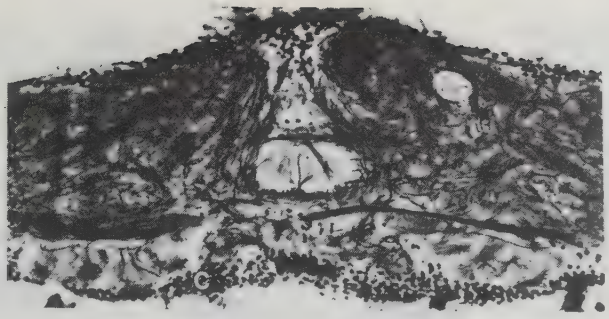


Abb. 25 (mbd^{KS65}, Horizontalschnitt, 7 µm, x 450). Der linke α -Lobus fehlt. Die Calyces (C) erscheinen etwas verwachsen.

(26)

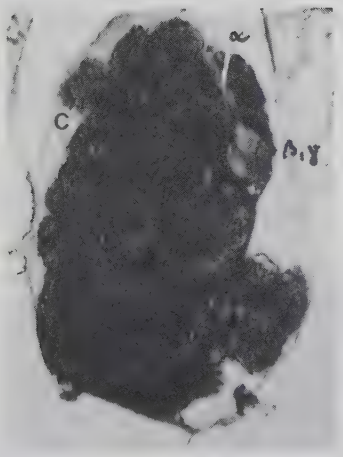


Abb. 26 (mbd^{KS65}, Sagittalschnitt, 7 µm, x 350) zeigt einen schwach ausgebildeten α -Lobus. Nicht zu differenzieren sind der β - und γ -Lobus. Im α -Lobus sind deutlich schwarz angefärbte dickere Fasern zu erkennen. Der Calyx (C) ist verwachsen. (Für WT vergleiche Abb. 22).

(27)

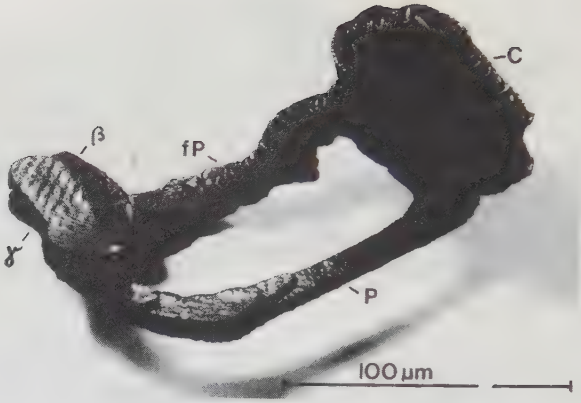
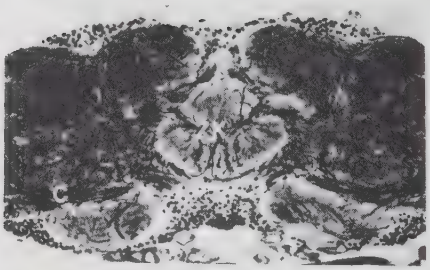


Abb. 27 zeigt ein Schichtmodell des Pilzkörpers von der Mutante mbd^{KS65}. Zu beachten ist das gewaltige Ausmaß des Calyx (C), sowie die geringe Größe des eigentlichen Pedunculus (P) und β-γ-Lobus und die Ausbildung des "falschen Pedunculus" (fP). (Vergleiche Abb. 3 für WT)

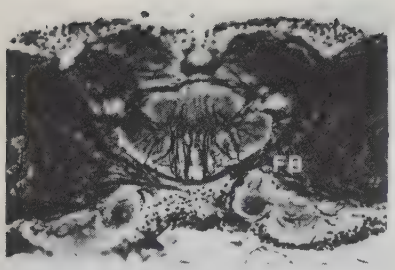
Abb. 28 a - g (x 350) zeigt eine von oben nach unten horizontal geschnittene Bildserie von einem Mutanten-Gehirn, bei dem falsche Pedunculi ausgebildet sind.

(28 a)

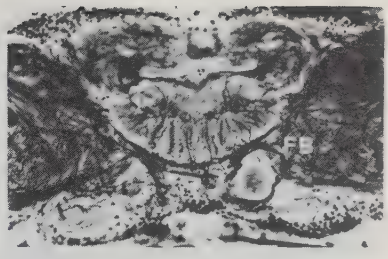


In Abb. 28 a sind die Calyces (C) verwachsen und reichen bis zum Zentralkomplex (ZK).

b)

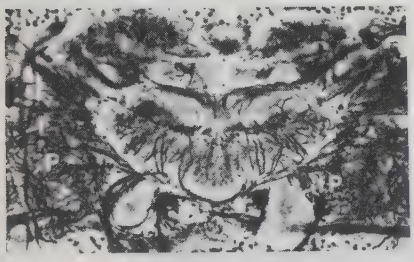


c)



In Abb. 28 b und c sondert sich ein großes Faserbündel (FB) zur Mitte hin ab.

d)



e)

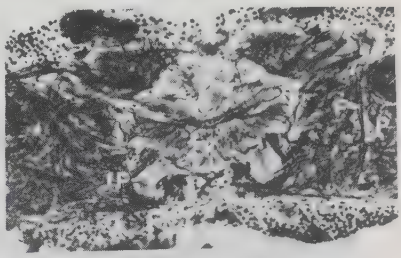
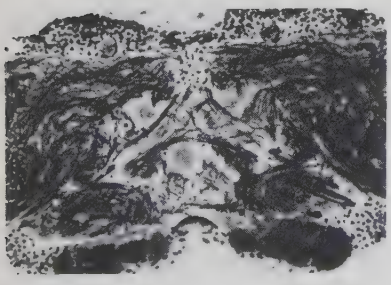
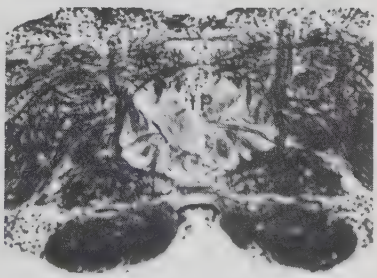


Abb. 28 d zeigt links und Abb. 28 e rechts den sehr schwach ausgebildeten Pedunculus (P) und die stark angefärbten großen Fasern (F). Vor dem Zentralkomplex (ZK) liegen der " β -Lobus" und " γ -Lobus". Hinter dem Zentralkomplex sind die "falschen Pedunculi" (fP) schräg angeschnitten.

f)

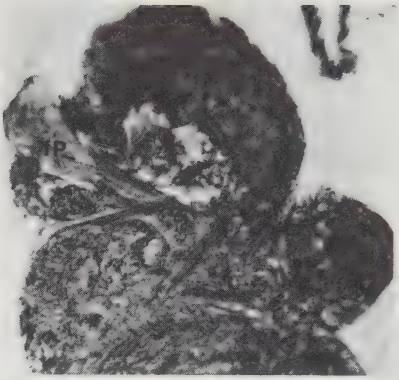


g)

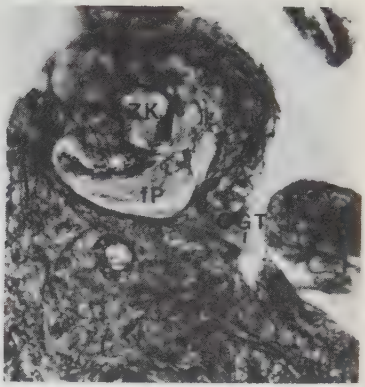


In Abb. 28 f und g sind die am weitesten ventral liegenden Teile der "falschen Pedunculi" (fP) zu sehen.

(29 a)



(29 b)



(29 c)

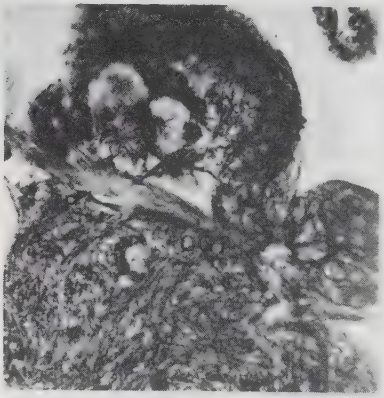


Abb. 29 a - c (Sagittalschnitt, 7 µm, x 400) zeigt eine Bildserie von einer Mutante, bei der ein "falscher Pedunculus" (fP) ausgebildet ist, der entlang des Olfactorio-Globularis-Trakts (OGT) wächst und dessen Bahn dann verläßt, um an die Vorderseite des Zentralkomplexes (ZK) zu ziehen.

(30)

Abb. 30 (mbd^{KS65}, Frontalschnitt, 7 µm, x 500) zeigt, wie der "falsche Pedunculus" (fP) der Bahn des Olfactorio-Globularis-Traktes (OGT) folgt.

(31)

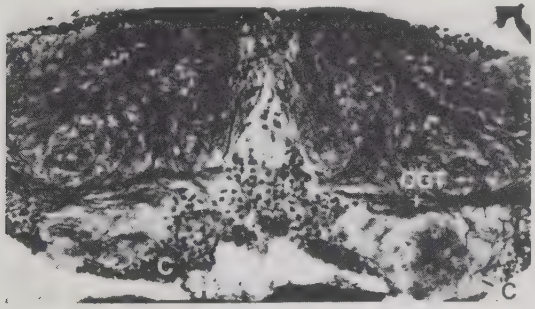


Abb. 31 (mbd^{KS65}, Horizontalschnitt, 7 µm, x 450) zeigt verwachsene Calyces (C) mit Olfactorio-Globularis-Trakt (OGT). Die beiden α -Loben fehlen.

(32)

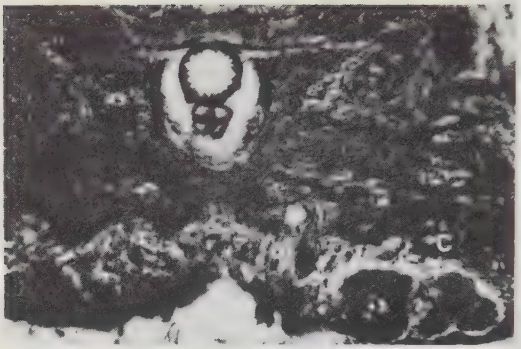


Abb. 32 (mbd^{KS65}, Frontalschnitt, 7 µm, x 550) zeigt einen stark verwachsenen Calyx (C).

Herrn Prof. Dr. Martin Heisenberg danke ich herzlich für die Überlassung des Dissertationsthemas, für die Bereitstellung der Präparate, für die freundliche Hilfe und Anleitung bei der Durchführung der Arbeit, sowie für die Übernahme des Referates.

Herrn Prof. Dr. J. Lang danke ich für die Übernahme des Korreferates.

Ebenso gilt mein Dank Herrn Prof. Dr. K.-F. Schürmann für die Überlassung elektronenmikroskopischer Bilder von Drosophila melanogaster.

Herrn Dr. K. Hausen danke ich für die Überlassung eines Präparates von Musca domestica.

Den Mitarbeitern des Instituts für Genetik danke ich für die freundliche Aufnahme und Hilfsbereitschaft.

LEBENSLAUF

Eltern:	Dr. Rudolf Böhl und Hermine Böhl geb. Daumiller
06.11.1948	geboren in Immenstadt/Allgäu
1951	Umzug nach Eichstätt
1955 - 1960	Knabenvolksschule Eichstätt
1960 - 1963	Willibald-Gymnasium Eichstätt
1963 - 1969	Gabrieli-Gymnasium Eichstätt
28.07.1969	Reifezeugnis
1969 - 1971	Apothekerpraktikum für das Studium der Pharmazie in der Marien-Apotheke Eichstätt
1971	pharmazeutisches Vorexamen
1971 - 1972	tätig in der Marien-Apotheke Eichstätt
1972 - 1980	Studium der Medizin
02.11.1978	Heirat mit Katharina Böhl geb. Schäfer
11.02.1980	Geburt unserer Tochter Ruth
06.05.1980	Abschluß des Studiums mit dem 3. Abschnitt der Ärztlichen Prüfung

Würzburg, den 5. August 1981

Böhl Rudolf

Druckerei A. Staudenraus Würzburg